บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

ความหลากหลายทางพันธุกรรมของข้าว

แหล่งทรัพยากรพันธุ์พืช หรือแหล่งพันธุกรรม (Germplasm) เป็นที่รวบรวมเชื้อพันธุ์พืชที่มีฐานทางพันธุกรรมกว้าง และแปรปรวนมาก (ดำเนิน, 2541) ซึ่งส่วนใหญ่มักจะพบอยู่ในสภาพธรรมชาติหรือที่เรียกว่า "พันธุ์ป่า" (wild type) และพันธุ์พื้นเมืองโบราณ(primitive varieties) เช่นเดียวกับข้าวไม่แปลกนักถ้าจะพูดว่าข้าวป่าเป็นบรรพบุรุษ ของข้าวปลูก (Chang , 1975) จากรายงานของ Oka (1958) พบว่า ข้าวที่พบทั่วโลกมีอยู่ 21 ชนิด และพบในประเทศไทย ถึง 5 ชนิด คือ *Oryza rufipogon* Griff , *O. nivara* Sharma et Shastry, *O. officinalis* Wall ex Watt, *O. ridleyi* HooK และ *O. granulata* Ness et Arn. Ex จากการศึกษาครั้งนั้นทำให้สามารถสรุปและจำแนกข้าวออกเป็น 3 กลุ่ม คือ

1. ข้าวเอเชีย (*Oryza sativa* L.) สามารถปลูกได้ทั่วไปโดยเฉพาะในแถบ เอเชียจะพบข้าวกลุ่มนี้เป็นส่วนใหญ่
2. ข้าวแอฟริกา (*Oryza glaberima* Steu) สามารถปลูกได้เฉพาะด้านตะวันออกของทวีปแอฟริกาเท่านั้น
3. ข้าวป่า (wild rice) เป็นข้าวที่ขึ้นเองตามธรรมชาติในแต่ละพื้นที่ที่มีการปลูกข้าว และมีหลายชนิด (Species) แต่ที่สำคัญและเกี่ยวข้องกับ 2 กลุ่มแรก ได้แก่ *Oryza nivara* และ *O. rufipogon* ซึ่งเชื่อกันว่าข้าวป่าทั้ง 2 ชนิดนี้เป็น บรรพบุรุษของข้าว *Oryza sativa O. barthii* และ *O. glaberima* (ประพาส, 2526)

ปัจจุบันข้าวที่นิยมปลูกเพื่อบริโภคมีอยู่ 2 ชนิด (Species) ได้แก่ *O. sativa.* และ *O. glaberima* ซึ่งพบว่าข้าว *O. sativa* มีจำนวนพันธุ์ ความหลากหลายของลักษณะพันธุ์การแพร่กระจาย และนิยมปลูกเป็นการค้าเพื่อจำหน่ายในตลาดโลกมากกว่า *O. glaberima* ทั้งนี้เพราะมีคุณภาพที่ดีกว่า (อัมมาร และวิโรจน์, 2533) นอกจากนี้ยังสามารถจัดแบ่ง *Oryza sativa* ออกได้ 3 ชนิดย่อย (Subspecies) คือ

1. Subspecies Indica เป็นข้าวที่ปลูกทั่วไปในแถบเอเชียใต้ และเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ เช่น อินเดีย ศรีลังกา ลาว เวียดนาม กัมพูชา มาเลเซีย อินโดนีเซีย ฟิลิปปินส์ และไทย ข้าวในกลุ่มนี้จะมีลักษณะเมล็ดยาว ต้นสูง ไวต่อช่วงแสง ใบมาก และโค้งงอ และโดยปกติจะไม่ตอบสนองต่อปุ๋ยจึงให้ผลผลิตค่อนข้างต่ำ แต่สามารถปรับตัวเข้ากับสภาพต่าง ๆ ได้ดี
2. Subspecies Japonica เป็นข้าวที่มีการแพร่กระจายและเพาะปลูกทั่วไปในเขตอบอุ่น ได้แก่ จีน ญี่ปุ่น และเกาหลี ข้าวกลุ่มนี้จะมีลักษณะเมล็ดป้อม ต้นเตี้ยใบสั้นและตั้ง ไม่ค่อยไวต่อช่วงแสงและตอบสนองต่อปุ๋ยได้ดี
3. Subspecies Javanica เป็นข้าวที่ปลูกแพร่กระจายทั่วไปในประเทศอินเดีย และฟิลิปปินส์ แต่ปริมาณไม่มากนัก และไม่นิยมปลูกในปัจจุบัน ข้าวประเภทนี้มีต้นสูง และเมล็ดป้อมใหญ่ให้ผลผลิตต่ำกว่าพวก Indica และ Japonica และไม่ค่อยตอบสนองต่อปุ๋ย

มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ Chiang Mai University

ข้าวในประเทศไทย

ข้าวที่พบในประเทศไทยมีทั้งพันธุ์ป่า (Wild rice) และพันธุ์ปลูก (Cultivated varieties) (วิไลลักษณ์ และคณะ, 2542) โดยพันธุ์ป่าที่พบในประเทศไทยมีอยู่ 5 ชนิด ได้แก่ *Oryza rufipogon*, *O. nivara*, *O. officinalis*, *O. ridleyi* และ *O. granulata* (Oka, 1958) ส่วนพันธุ์ปลูกที่พบในประเทศไทยส่วนใหญ่จะเป็น *Oryza sativa* และเป็นชนิดย่อย (Subspecies) Indica หรือ Indica type ซึ่งมีความหลากหลายของพันธุ์ ค่อนข้างมาก ทั้งที่เป็น ข้าวเจ้า (non – glutinous rice) และที่เป็นข้าวเหนียว (glutinous rice) ซึ่งทั้ง 2 จะมีองค์ประกอบทางเคมีของแป้งแตกต่างกัน โดยข้าวเจ้าจะมีปริมาณ amylopectin ประมาณ 70% และ amylose 30% ในขณะที่ข้าวเหนียวมีปริมาณ amylopectin ประมาณ 90% และ amylose 7-10% (วัชรินทร์, 2527) และยังพบว่าพันธุ์ข้าวเหล่านี้มีทั้งพันธุ์พื้นเมืองโบราณ (primitive varieties) และพันธุ์ปรับปรุง (improved varieties) โดยพันธุ์พื้นเมืองโบราณมีการปลูกกันมานานแล้วในแต่ละท้องถิ่นซึ่งจะมีความหลากหลายของพันธุ์แตกต่างกันไปตามแหล่งปลูกข้าวพันธุ์พื้นเมืองโบราณส่วนใหญ่ หรือเกือบทั้งหมดเป็นข้าวไวแสง (photoperiod sensitive rice) จะออกดอกช่วงที่มีแสงสั้นตามความต้องการของข้าวพันธุ์นั้น ๆ ทำให้สามารถกำหนดวันออกดอกได้แน่นอน อาจคลาดเคลื่อนเล็กน้อย ทำให้ปลูกข้าวพื้นเมืองโบราณได้เฉพาะนาปี หรือปลูกตามฤดูกาลได้เท่านั้น ซึ่งส่วนใหญ่จะมีความสูงเกิน 140 ซม. มีปัญหาเกี่ยวกับการหักล้ม (lodging) และมีแนวโน้มการหักล้มเพิ่มขึ้น มีความสามารถในการให้ผลผลิตต่ำเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวพันธุ์ปรับปรุงแต่สามารถในการให้ผลผลิตค่อนข้างคงที่ แสดงลักษณะที่ดีและปรับตัวได้ดีเกือบทุกสภาพแวดล้อม ให้คุณภาพเมล็ดที่ดีและที่สำคัญคือเป็นแหล่งพันธุกรรมของข้าวในการปรับปรุงพันธุ์โดยเป็นแหล่งของยีนที่แสดงความต้านทานโรค และแมลงที่สามารถถ่ายทอดไปสู่ข้าวพันธุ์ปรับปรุงได้ (Mackill *et al.*, 1996) ซึ่งข้าวพันธุ์พื้นเมืองโบราณเหล่านี้ได้แก่พันธุ์เหลืองทอง เก้ารวง ขาวตาอู่ เล็บมือนาง พบบริเวณภาคกลาง ข้าวขาวกาหวิน เล็บนก ข้าวหอมลูกแดง พบที่ภาคใต้ พันธุ์เจ้าซอย อีเขียวจนทุ่ง ขี้ตม ปล้องแอว สาวลืมย่าง พบที่ภาคตะวันออกเฉียงเหนือและภาคเหนือพบ พันธุ์เหมยนอย และเหนียวสันป่าตอง ซึ่งปัจจุบันข้าวพันธุ์พื้นเมืองโบราณเหล่านี้เกือบจะสูญหายและไม่มีการนำมาปลูกเนื่องจากเกษตรกร หันไปปลูกพันธุ์ปรับปรุงของทางราชการแทน (บริบูรณ์และสงกรานต์, 2527) แต่ในแง่ของการปรับปรุงพันธุ์ พันธุ์พื้นเมืองโบราณนับว่ามีความสำคัญอย่างยิ่งในการพัฒนาพันธุ์ (Khush, 1998)

ส่วนข้าวพันธุ์ปรับปรุง (improved varieties) โดยรวมแล้วจะได้ผลจากการปรับปรุงพันธุ์จากหน่วยงานของรัฐบาล ซึ่งเป็นพันธุ์ให้ผลผลิตสูง ตอบสนองต่อปุ๋ยทนทานต่อโรคและแมลง คุณภาพการสี และการหุงต้มดี เป็นที่ต้องการของตลาดทั้งภายในและต่างประเทศ พันธุ์ปรับปรุงเหล่านี้ได้แก่ พันธุ์ กข. ต่าง ๆ และพันธุ์ที่ออกตามหน่วยงานทางราชการ
(กรมวิชาการเกษตร, 2541)

ผลผลิต องค์ประกอบผลผลิต และลักษณะพันธุกรรมที่ควบคุมการถ่ายทอด

องค์ประกอบผลผลิตในข้าว

ปัจจุบันความต้องการบริโภคข้าวมีปริมาณเพิ่มขึ้น และมีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นต่อไปในอนาคต เนื่องจากจำนวนประชากรของโลกที่มีจำนวนมากขึ้น ดังนั้นในการเพิ่มผลผลิตข้าว จึงมีความสำคัญและจำเป็นอย่างยิ่ง นักปรับปรุงพันธุ์ต่างพยายามหาแนวทางในการเพิ่มผลผลิต ทั้งการสร้างพันธุ์ใหม่หรือนำเข้าพันธุ์ข้าวจากต่างประเทศที่เห็นว่าสามารถปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมของประเทศได้มาปลูกทดสอบ Peng *et al.* (1994) และ Khush (1996) ได้ทำการสรุปลักษณะของรูปแบบต้นแบบใหม่ของข้าว (New Plant Type) ที่มีศักยภาพในการให้ผลผลิตได้สูง ดังนี้คือ

1. แตกกอน้อย มีรวงประมาณ 3-4 รวงต่อต้น
2. ไม่มีต้นที่ไม่ให้รวง
3. ขนาดรวงใหญ่ มีเมล็ดประมาณ 200-250 เมล็ดต่อรวง
4. สูงประมาณ 90-100 เซนติเมตร
5. ลำต้นแข็งแรง
6. ระบบรากสมบูรณ์ แข็งแรง
7. ต้านทานโรคและแมลงได้หลาย ๆชนิด (multiple resistance)
8. มีอายุเก็บเกี่ยวประมาณ 110-130 วัน
9. ดัชนีเก็บเกี่ยว (HI) สูง ประมาณ 0.6
10. มีศักยภาพในการให้ผลผลิตสูงประมาณ 13-15 ตันต่อเฮกตาร์

ผลผลิตของพืชที่ปรากฏให้เห็น เป็นผลรวมที่เกิดจากองค์ประกอบผลผลิต ซึ่งประกอบด้วย จำนวนต้นต่อพื้นที่ จำนวนหน่วยที่ให้ผลผลิตต่อต้น จำนวนเมล็ดต่อหน่วยที่ให้ผลผลิต และน้ำหนักเฉลี่ยต่อเมล็ดของพืชแต่ละชนิด เช่นเดียวกันกับผลผลิตของข้าว ที่เป็นผลมาจากองค์ประกอบผลผลิตในแต่ละส่วน ประกอบด้วย จำนวนกอต่อพื้นที่ จำนวนรวงต่อกอ จำนวนเมล็ดต่อรวง เปอร์เซ็นต์เมล็ดดีและน้ำหนักเมล็ดโดยเฉลี่ย (Matsushima, 1957) พบว่าในระหว่างองค์ประกอบ

ผลผลิตแต่ละส่วนสิ่งแวดล้อมจะมีอิทธิพลอย่างมากต่อการเปลี่ยนแปลงขององค์ประกอบที่สาม คือ จำนวนเมล็ดต่อรวง (Matsushima and Yamaguchi, 1951) ทั้งนี้เพราะว่า จำนวนเมล็ดต่อรวงประกอบไปด้วย เมล็ดบนระแง้แรกและระแง้ที่สอง (Primary and secondary branch) และในบางกรณีอาจรวมถึงเมล็ดบนระแง้ที่สาม (tertiary branch) มีเพียงจำนวนเมล็ดบนระแง้แรกเท่านั้น ที่ถูกควบคุมด้วยลักษณะทางพันธุกรรม

Yoshida (1981) รายงานว่า ระยะของการเจริญเติบโตของข้าวในแต่ละช่วง มีผลต่อองค์ประกอบผลผลิตในแต่ละส่วน ดังนี้

ช่วงของการเจริญที่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลง	องค์ประกอบผลผลิต
ระยะแตกกอ	จำนวนรวงต่อพื้นที่
ระยะของการเปลี่ยนแปลงและการพัฒนาไปเป็นช่อดอกหรือรวง	จำนวนดอกข้าวต่อรวง
ระยะในการแบ่งตัวของเซลล์สืบพันธุ์ (meiosis) ระยะบานดอก (anthesis) และระยะแรกของการสุกแก่ของเมล็ดระยะสุกแก่ของเมล็ด	เปอร์เซ็นต์เมล็ดดี
ระยะสุกแก่ของเมล็ด	น้ำหนักเมล็ด

การเปลี่ยนแปลงขององค์ประกอบผลผลิตในแต่ละส่วน มีผลต่อการเพิ่มขึ้นหรือลดลงของผลผลิตและพบว่ามีสหสัมพันธ์ระหว่างองค์ประกอบผลผลิตค่อนข้างสูง และเป็นไปในทางลบ และองค์ประกอบในแต่ละส่วนสามารถชดเชยซึ่งกันและกันได้ Lu (1990) และ Zeng and Weng (1989) ชี้ให้เห็นว่า จำนวนดอกข้าวต่อหน่วยพื้นที่ เป็นองค์ประกอบที่มีอิทธิพลต่อผลผลิตเมล็ดมากที่สุด ส่วน Prasad *et al.* (1989) รายงานว่าจำนวนดอกข้าวต่อรวง จำนวนเมล็ดต่อรวง และน้ำหนัก 1,000 เมล็ด มีอิทธิพลต่อผลผลิตมากกว่า จำนวนรวงต่อกอ ซึ่งสอดคล้องกับรายงานของ Virmani *et al.* (1981) ว่า จำนวนเมล็ดต่อกอและน้ำหนัก 1,000 เมล็ด มีความสัมพันธ์แบบบวกกับผลผลิต และผลผลิตไม่ได้มีความสัมพันธ์กับจำนวนรวงต่อพื้นที่ และอัตราส่วนเมล็ดเต็ม

ส่วนลักษณะพันธุกรรมที่ควบคุมการถ่ายทอดลักษณะองค์ประกอบผลผลิต Wallace *et al.* (1972) พบว่า ลักษณะของผลผลิตถูกควบคุมด้วยยีนจำนวนมาก (polygenes) และการกระทำของยีนของลักษณะองค์ประกอบผลผลิตที่เป็นแบบข่ม ได้แก่ ผลผลิตเมล็ด น้ำหนักแห้งของฟาง น้ำหนัก 1,000 เมล็ด จำนวนรวงต่อกอ จำนวนเมล็ดต่อรวง และน้ำหนักรวงต่อกอ (Ahmand *et al.*, 1988) ส่วนลักษณะผลผลิตและองค์ประกอบอื่น ๆ เช่นน้ำหนักแห้ง จำนวนรวงต่อก่อ จำนวนดอกข้าวต่อรวง มีรายงานว่าเกิดจากการกระทำของ polygenic และมีการกระทำของยีนเป็นแบบบวก (Kalaimani and Sundaram, 1989; Kumar and Sree Rangasamy,1988; Mohapatra and Mohanty, 1988; Murai and Kinoshita, 1986) นอกจากนี้พบว่า จำนวนรวงที่สมบูรณ์ เปอร์เซ็นต์เมล็ดดี และน้ำหนักเมล็ดต่อกอ เกิดจากการกระทำของยีนแบบข่มข้ามคู่ (epistasis) หรือเกิดปฏิกิริยาร่วมของ dominant x dominant gene effect (Guo and Wu, 1990)

ความรู้เกี่ยวกับข้าวเหนียวดำ

ข้าวเหนียวดำ หรือข้าวก่ำ เป็นข้าวพันธุ์พื้นเมืองโบราณในแถบภาคเหนือ และภาคอีสาน ที่เรียกข้าวก่ำเพราะเรียกตามลักษณะสีของเมล็ดที่มีสีม่วงดำ หรือสีแดงก่ำ นอกจากนี้ยังปรากฏสีบนใบและลำต้น นอกจากนี้ข้าวเหนียวดำยังมีคุณค่าทางอาหารค่อนข้างสูงกว่าข้าวขาว อีกทั้งมีความหลากหลายทางพันธุกรรมค่อนข้างสูง (ธีรพงษ์ , 2538) สีที่ปรากฏบนลำต้นใบ และเมล็ดของข้าวเหนียวดำจากการศึกษาของ Hayashi and Isaka (1964) พบว่าเป็นรงควัตถุพวกแอนโทไซยานิน เป็นสารประกอบที่ให้สีคือแอนโทไซยานิน โดยมีไซยานิดิน (cyanidin) เป็นองค์ประกอบรงควัตถุเหล่านี้จะให้สีบนต้นข้าวแตกต่างกันไป ตั้งแต่สีชมพูจนถึงม่วงดำ และมีการกระจายรงควัตถุไปตามส่วนต่าง ๆ ของต้นข้าวแตกต่างกันตามสายพันธุ์ (Hayashi and Abe, 1952) ปกติลักษณะการแสดงออกของสีในพืชจะเป็นการแสดงออกที่คงที่มากกว่าลักษณะพื้นฐานอื่นๆ ที่เป็นลักษณะคุณภาพ (qualitative characters) ถึงอย่างไรก็ตามยังมีเงื่อนไขของสิ่งแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อการปรากฏของสี เช่น ระยะของการเจริญเติบโต (growth stage) อุณหภูมิ (temperature) หรือแสงอาทิตย์ (sunlight) ซึ่งปัจจัยเหล่านี้มีผลกระทบต่อการสังเคราะห์และการสลายตัวของแอนโทไซยานิน ทำให้ปริมาณแอนโทไซยานิน และความเข้มของสีที่ปรากฏเปลี่ยนไป (Gross, 1987) ซึ่งปัจจัยของสิ่งแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงรงควัตถุที่ทำให้เกิดสีในข้าวเหนียวดำ พบว่ามีปัจจัยต่าง ๆ ดังนี้

1. แสง (light) แสงมีผลต่อการสร้างหรือสังเคราะห์รงควัตถุ ถ้าพืชได้รับแสงมากจะทำให้การสังเคราะห์รงควัตถุมากขึ้นด้วย เช่น ผลแอปเปิ้ลที่อยู่บริเวณร่มเงาของต้นที่ไม่โดนแสงหรือได้รับแสงน้อย การพัฒนาสีของเปลือกจะน้อยลงกว่าผลที่ได้รับแสงอย่างเต็มที่ (Magness, 1928) สรุปได้ว่าการสะสมแอนโทไซยานินจะเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับความเข้มแสงมากขึ้น (Siegelman and Handricks, 1958)
2. อุณหภูมิ (temperature) อุณหภูมิมีผลต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน โดยอุณหภูมิต่ำจะกระตุ้นการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน และอุณหภูมิสูงจะยับยั้งการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน
3. ดินและปุ๋ย (soil and fertilizer) ความชื้นในดิน (soil moisture) กระตุ้นการสร้างแอนโทไซยานิน ในสภาพแห้งแล้งความชื้นในดินต่ำพบว่า การสังเคราะห์แอนโทไซนินลดลง (Saure, 1990) Kliewer (1977) รายงานว่า พืชได้รับไนโตรเจนมากเกินไปจะทำให้การสร้าง pigment ลดลงเช่นเดียวกันพืชที่ขาดธาตุเหล็กก็จะแสดงอาการ chlorosis (Abadia- *et al.*, 1991)
4. ระยะการเจริญเติบโต (Growth stage) พบว่า ปริมาณหรือความเข้มข้นของแอนโทไซยานินจะเปลี่ยนแปลงไปตามช่วงเวลาของการเจริญเติบโตของพืช เช่น ในการงอก (germination) มักไม่พบแอนโทไซยานิน และในช่วงหลังออกดอกจะพบว่าแอนโทไซยานินจะไปสะสมรวมกันในส่วนของใบ เปลือก และเมล็ดมากกว่าส่วนอื่น ๆ (สรศักดิ์, 2531)

การดูดใช้และเคลื่อนย้ายถ่ายเทธาตุเหล็ก

การดูดใช้ธาตุเหล็กและปัจจัยที่เกี่ยวข้อง

การดูดใช้ธาตุเหล็กของพืชมี 2 วิธีการตามชนิดของพืช คือ การใช้ธาตุเหล็กของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและการดูดใช้ธาตุเหล็กของพืชใบเลี้ยงคู่ในภาวะที่ความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กมีอยู่อย่างจำกัดพืชใบเลี้ยงคู่โดยทั่วไปจะมีการชักนำให้เกิดการตอบสนองของขบวนการทางชีวเคมีโดยการเพิ่มการดูดใช้ธาตุเหล็ก (Brown and Jolley, 1989 ; Marschner *et al.*, 1986 ; Romheld, 1987) ซึ่งกลไกดังกล่าวพืชอาจจะเกิดการเปลี่ยนแปลงอย่างใดอย่างหนึ่งโดยเพิ่มระดับความเป็นกรดที่ rhizosphere โดยรากจะพยายามลด pH ที่ rhizosphere ให้ต่ำลง ด้วยการขับ H^+ ออกจากเซลล์ราก โดยใช้ปฏิกิริยาจาก ATPase โดย ATPase จะขับโปรตอนออกมา ทำให้ pH ลดต่ำลง ทั้งที่บริเวณ rhizosphere และ apoplast (Romheld *et al.*, 1984) ผลจากการเพิ่มระดับความเป็นกรดนี่เองเป็นผล

ให้เพิ่มสารละลายดิน (Bienfait *et al.*, 1985) เป็นผลให้เพิ่มศักยภาพการดูดใช้ธาตุเหล็กเพิ่มขึ้น แต่ที่ pH ลดลงถึง 4.0 มีผลทำให้สารละลายเหล็ก Ferric เพิ่มขึ้นถึง 1,000 เท่า (Ying *et al.*, 1994) อย่างไรก็ตามถ้าสภาพดินมี pH สูง หรือมีปูน bicarbonate จะมีผลทำให้การขับ H^+ ถูกจำกัดโดยไปกระตุ้น Plasma membrane ใน reductase system (Romheld, 1987) นอกจากนี้รากมีการ reduce สารบางอย่าง เช่น cafeic acid ซึ่งจะมีผลให้เหล็ก Fe^{3+} ถูก reduced ไปเป็น Fe^{2+} แต่จากการทดลองในถั่วเหลืองพบว่าการ reduced เหล็กโดยสารดังกล่าวยังไม่เพียงพอนอกจากจะมีการปลดปล่อยร่วมกันกับการขับ H^+ ถึงจะเพิ่มความเป็นประโยชน์ของเหล็ก (Bienfait *et al* ., 1983; Romheld and Marschner, 1983; Tipton and Thowsen, 1983) นอกจากนี้ Tipton and Thowsen (1983) รายงานว่ายังมีเอ็นไซม์ที่ผนังเซลล์ของรากถั่วเหลืองที่เป็นตัวแสดงปฏิกิริยา reduce ธาตุเหล็กซึ่งเอ็มไซม์นี้สามารถ reduced EDTA – chelated ferric Fe ที่มีอยู่ใน NADH coenzyme (Tipton and Thowsen, 1985) นอกจากนี้ Moog and Bruggemann (1994) ยังรายงานต่อว่า Fe reductase system ยังเกิดขึ้นใน plasma membrane ถึงแม้ว่ายังไม่ทราบกลไกลที่เฉพาะและปริมาณสารที่แน่นอนในการ reduce เหล็กแต่ก็เป็นที่รู้กันดีว่าพืชใบเลี้ยงคู่มีการใช้เอ็นไซม์เข้ามาร่วมในการ reduce เหล็กในราก (Bienfait *et al.*, 1982; Bruggemann *et al.*, 1990; Holden *et al* ., 1992; Tipton and Thowsen, 1983)

การดูดใช้ธาตุเหล็กของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวแตกต่างจากพืชใบเลี้ยงคู่ คือ พืชใบเลี้ยงเดี่ยวจะมีการปลดปล่อยสารประกอบ Fe^{3+} เฉพาะ นั่นคือ "phytosiderophores" ซึ่งจะมีความสัมพันธ์อย่างสูงกับระบบการดูดใช้ (Romheld and Marschner, 1986) ซึ่งต่างจากพืชใบเลี้ยงคู่ เหตุนี้ทำให้พืชใบเลี้ยงเดี่ยวสามารถใช้ธาตุเหล็กจาก Fe^{3+} อนินทรีย์ได้ เช่น iron hydroxy และเมื่อนำ phytosiderophores มาจำแนกดูพบว่ามี hydroxy และ amino พวกกรด iminocarboxylic เช่น mugineic acid หรือ avenic acid สารประกอบพวกนี้จะมีความสัมพันธ์กับ nicotianamine และ amino acid (Sugiura and Nomoto, 1984) จะเห็นว่าระบบการดูดใช้ธาตุเหล็กของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวถูกควบคุมโดยอัตราการปลดปล่อย photosiderophores ซึ่งเป็นตัวการสำคัญในการได้มาซึ่งธาตุเหล็ก ซึ่งสอดคล้องกับ Takagi (1976) และ Takagi *et al.*, (1984) รายงานว่าในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวตระกูลหญ้าในภาวะขาดธาตุเหล็กพืชจะมีการปล่อย photosiderophores ออกมาจากบริเวณปลายรากและจะมีการดูดใช้เหล็กเฉพาะในบริเวณปลายรากซึ่งแตกต่างจากพืชใบเลี้ยงคู่ที่จะต้องมีการ reduce เหล็กเสียก่อน (Marschner *et al.*, 1987)

ปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อการดูดใช้ธาตุเหล็กของพืช

1. ค่าความเป็นกรดและด่างของดิน (pH) ที่ค่า pH ของดินที่ระดับต่ำหรือเป็นกรดความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในสารละลายดินจะเพิ่มขึ้นในทางตรงกันข้ามถ้าค่า pH ของดินเพิ่มสูงขึ้นความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กจะลดลง (Vander vorm and Vandiest, 1979)
2. อ๊อกซิเจน (O_2) ปริมาณ O_2 ภายในดินจะมีอิทธิพลต่อปฏิกิริยา reduction ของ Fe^{3+} ions กล่าวคือในภาวะที่ขาด O_2 $(FeO_2)^{2+}$ จะถูก reduce ได้ $Fe^{2+} + O_2$ ซึ่งอยู่ในรูปที่พืชสามารถดูดใช้และเคลื่อนย้ายได้ แต่ในภาวะปกติ $(FeO_2)^{2+}$ จะถูก Oxidize เป็น $Fe^{3+} + O_2$ ซึ่งพืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ (Bienfait *et al.* ,1985) ดังสมการ

$$Fe^{2+} + O_2 \rightleftharpoons [(FeO_2)^{2+}] \rightleftharpoons F^{3+} + O_2$$

(Bruggemann and Moog, 1989)

3. Hydrogen ions (H^+) จะเป็นตัวกระตุ้น reductase system ของ Plasma membrane มีผลทำให้ $Fe(OH)^-_4$ และ $Fe(OH)^+_2$ แตกตัวอยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืช นอกจากนั้นการขับ H^+ มีผลทำให้ระดับ pH ของดินลดลงส่งผลให้พืชดูดใช้ธาตุเหล็กเพิ่มขึ้น(Camp *et al.* , 1987; Jolley and Brown, 1989; Longnecker and Welch, 1990)
4. ความสามารถในการเคลื่อนย้ายธาตุเหล็กจากรากไปสู่ส่วนอื่นๆ ของพืช ถ้าพืชไม่สามารถเคลื่อนย้ายธาตุเหล็กไปสู่ส่วนต่างๆ มีผลทำให้รากมีการสะสมเหล็กมากเกินจนเป็นอันตรายต่อรากพืช ทำให้พืชหยุดการดูดใช้ธาตุเหล็ก (Mengel and Geurtzen, 1988)

5. ดินธาตุอาหารและจุลินทรีย์ดิน ดินต่างชนิดกันมีผลต่อการดูดใช้เหล็กต่างกันทั้งนี้เพราะมีอินทรีย์วัตถุแตกต่างกัน จากรายงานของ Wainwright *et al.*, (1986) พบว่า การเพิ่มอินทรีย์วัตถุลงไปในดินมีผลทำให้เหล็ก pyrite ถูก Oxidize เพิ่มขึ้นนอกจากนี้จุลินทรีย์พวก *Thiobacillus ferrooxidans.* และ *T. thiooxidans* เป็นตัวจำกัดอัตรา oxidation เหล็ก pyrite (Wainwright,1984) รวมถึงธาตุอาหารในดิน เช่น N และ P ถ้าเพิ่มอัตรา N และ P ในดินมีผลทำให้พืชเพิ่มอัตราการดูดใช้เหล็กเช่นกัน (Mathan and Amberger, 1977 ; Aktas and Van egmond, 1979)

การเคลื่อนย้ายและถ่ายเทธาตุเหล็ก

ธาตุเหล็กที่ถูกดูดซับเข้ามาในรากแล้ว พืชจะมีการเคลื่อนย้ายจากรากไปสู่ยอดโดย Xylem ในรูปสารประกอบเชิงซ้อน Ferric citrate (Tiffin, 1970 ; White *et al.*, 1981) และอัตราการเคลื่อนย้ายธาตุเหล็กรวมทั้งธาตุอาหารตัวอื่น ๆ ผ่านทาง Xylem นั้นขึ้นอยู่กับการคายน้ำของพืชและแรงดันราก (Clarkson, 1988) ซึ่งแรงดันรากนั้นมีบทบาทสำคัญในระบบลำเลียงของ Xylem (Marschner, 1995) ในขบวนการเคลื่อนย้ายธาตุเหล็กในลำต้นพืชจะมีการสับเปลี่ยนไปมาระหว่าง Xylem และ Phloem (Dickson *et al.*, 1985 Wolf *et al.*, 1990) โดยพบธาตุเหล็กอยู่ใน Xylem ประมาณ 0.3 ppm. และพบใน Phloem ประมาณ 0.2 ppm. (สมบุญ, 2538) จากการศึกษาของ Lindsay *et al.*, (1972) พบว่าในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growlh) พืชจะมีการเคลื่อนย้ายและถ่ายเทธาตุอาหารจากรากสู่ใบ จากใบสู่ราก และจากใบสู่ใบ แต่ในระยะเจริญทางด้านสืบพันธุ์ (reproductive growth) รากและใบจะลำเลียงและถ่ายเทสารอาหาร แร่ธาตุที่จำเป็นรวมถึงจุลธาตุ (Fe, Mo, Cu, Zn, Mn, B และCl) ไปสู่เมล็ด นอกนี้ยังพบว่า เนื้อเยื่อเจริญ ผล เมล็ด ได้รับธาตุเหล็กผ่านทาง Phloem เพียงอย่างเดียว (Cooper and Clarkson, 1989) สอดคล้องกับ Grusak (1994) รายงานว่าในช่วงที่มีการพัฒนาของเมล็ดถั่วจะมีการเคลื่อนย้ายและถ่ายเทธาตุเหล็กจาก petiole,node peduncle, leaflets, stipule และ podwall ผ่านทาง Phloem ไปสู่เมล็ด โดยเมล็ดได้รับธาตุเหล็กจาก Leaflet 17.7 % Stipule 13.0 % และ Pod wall 97.2 % ขณะเดียวกันการเคลื่อนย้ายถ่ายเทธาตุเหล็กในระยะเจริญเติบโตทางลำต้นและใบเหล็กมีการสูญเสีย 20-50 % แต่ในระยะติดผลและสร้างเมล็ดพืชได้รับธาตุเหล็กผ่านทาง Phloem มากถึง 62-77 % (Stephan and Scholz, 1993) จากรายงานของ Mae (1986) ได้ศึกษาการสะสมไนโตรเจนในช่วงข้าวพัฒนาเมล็ด พบว่า ข้าวได้ธาตุไนโตรเจนจากดิน 14% ส่วนอีก 86% มาจากเนื้อเยื่อทางด้านลำต้นโดยมาจากแผ่นใบ 58% และลำต้นรวมกาบใบ 28% ซึ่งมีลักษณะการเคลื่อนย้ายและถ่ายเทคล้ายคลึงกันกับพวกจุลธาตุ

ความแปรปรวนและพันธุกรรมของธาตุเหล็กในข้าว

ความแปรปรวนของธาตุเหล็กที่สะสมในข้าวมีความแตกต่างกันไปตามชนิด สายพันธุ์ ชิ้นส่วนของพืชและช่วงเวลาที่เก็บส่วนของพืชมาวิเคราะห์ (Vandervorm and Vandiest, 1979; Yang *et al.*, 1998) จากการศึกษาของ Yang *et al.*, (1998) พบว่าธาตุเหล็กที่พบในเมล็ดข้าวสารจากการศึกษาในข้าว 286 สายพันธุ์ มีค่าอยู่ระหว่าง 4-29.5 mg Kg^{-1} เฉลี่ยแล้วประมาณ 13.1 mg. kg^{-1} (Zhou , 1990) นอกจากนี้ยังพบว่าข้าวพวก Indica type จะมีปริมาณธาตุอาหารสูงกว่าพวก Japonica type และจากการเปรียบเทียบระหว่างข้าวแดงและข้าวขาวที่ไม่ผ่านการขัดสีพบว่าข้าวแดงจะมีปริมาณธาตุเหล็กสูงกว่าข้าวขาว (Qui *et al.*,1993) รวมทั้งช่วงเวลาที่ใช้ในการขัดสีจะส่งผลให้ข้าวมีการสูญเสียธาตุเหล็กแตกต่างกันด้วย โดยพบว่าถ้าใช้เวลาในการขัดสีนานเท่าไหร่ก็จะเพิ่มปริมาณการสูญเสียธาตุอาหารเพิ่มขึ้น (Senadhira, 1998) จากการรายงานของ Graham *et al.*, (1997) ได้ทำการศึกษาถึงปริมาณธาตุเหล็กในกลุ่มข้าวหอมและข้าวปกติ ซึ่งข้าวหอมเขาได้ศึกษาในพันธุ์ Basmati 370 Gook Azucena Ganje Roozy CT 7127 และ Lagrue พบว่ามีปริมาณธาตุเหล็กอยู่ระหว่าง 16.0-19.0 mg. kg ในขณะที่ข้าวปกติพันธุ์ IR8, IR36, IR74, Bg3792, UPLRI7 และ Tetep พบปริมาณธาตุเหล็กอยู่ระหว่าง 10.7-12.3 mg. kg ซึ่งน้อยกว่าข้าวหอม

เนื่องจากปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดข้าวมีความแปรปรวนค่อนข้างมากจึงได้มีการศึกษาพันธุกรรมที่ควบคุมการสะสมธาตุเหล็กโดยพบว่าลักษณะทางพันธุกรรมที่ควบคุมการสะสม Fe,P,K,Mg,Cu,Zn, และMn พบว่าถูกควบคุมด้วย additive gene (Gorline *et al.*, 1960) สอดคล้องกับ Diers *et al.*, (1992) รายงานว่าลักษณะทางพันธุกรรม การสะสมธาตุเหล็ก ถูกควบคุมด้วย additve gene ซึ่งมีปฏิสัมพันธ์กับสภาพแวดล้อม ซึ่งลักษณะทางพันธุกรรมดังกล่าวถือเป็นลักษณะเชิงปริมาณ (quantitative) ซึ่งสามารถปรับปรุงพันธุ์ได้ (Falconer and Mackay, 1992) จากการศึกษาความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของธาตุเหล็ก ทั้งสัดส่วนทางพันธุกรรมแบบกว้าง (Broad sense heritability) และสัดส่วนทางพันธุกรรมแบบแคบ (Narrow sense heritability) โดยใช้วิธีผสมแบบ diallel Crosses พบว่า ความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะการดูดใช้ธาตุเหล็ก โพแทสเซียม แคลเซียม และแมกนีเซียม มีสัดส่วนทางพันธุกรรมแบบกว้าง มีค่าเฉลี่ยอยู่ระหว่าง 67.9-86.9% และสัดส่วนทางพันธุกรรมแบบแคบ มีค่าเฉลี่ยอยู่ระหว่าง 42.0-56.6% จากการศึกษาดังกล่าวจะเห็นว่าค่าสัดส่วนทางพันธุกรรมมีค่าค่อนข้างสูงและมีความเป็นไปได้ในการปรับปรุงพันธุ์

นอกจากนี้ยังได้มีการศึกษาความสามารถในการรวมตัวทั้ง GCA (General Combining Ability) และ SCA (Specific Combining Ability) พบว่ามีความเป็นไปได้สูงในการเกิด overdominance ในพวกที่เป็น heterozygosity ในพืช (Spehar, 1995)